

УДК 595.782:591.150+591.495:591.473

М. В. Козлов

## МУСКУЛАТУРА ПТЕРОТОРАКСА НИЗШИХ ЧЕШУЕКРЫЛЫХ (LEPIDOPTERA, MICROPTERIGIDAE — TISCHERIIDAE)

Особенности строения птероторакса до последнего времени практически не использовались для целей классификации и уточнения филогении чешуекрылых. Выполненные исследования отдельных представителей (Dierl, 1964; Eaton, 1971) носят описательный характер и охватывают крайне незначительное число видов, относящихся к продвинутым группам.

При построении системы Egiocranioidea и Tineoidea анализировалась морфология мезо- и метафурки (Davis, 1978 a, b). Однако форма фурки варьирует, часто даже в пределах рода (Кузнецова, 1981), и применимость этого признака вызывает сомнение.

Недавно Т. Л. Кузнецовой (1981) было показано, что данными по анатомии птероторакса можно обосновывать выводы о филогенетической близости семейств. Совпадение выводов, полученных на основании изучения мускулатуры груди Pyraloidea (Кузнецова, 1981) и при исследовании функциональной морфологии гениталий самцов (Кузнецов, Стекольников, 1979), говорит о достоверности этого метода и открывает широкое поле для исследований.

Хотя на необходимость сравнительного изучения груди чешуекрылых указывал еще Б. Н. Шванвич (1949), низшие чешуекрылые, представляющие наибольший интерес для понимания филогении отряда, до сих пор выпадали из поля зрения анатомов. Отметим, что под низшими здесь понимаются недитризные чешуекрылые, объединяемые в первые пять инфраотрядов системы В. И. Кузнецова и А. А. Стекольников (1978). Исследовано 10 видов 7 семейств из 8, встречающихся в СССР (не изучено семейство Heliozelidae).

**Топография мышц птероторакса.** Морфологическая характеристика мышц груди основывается на результатах вскрытий низших чешуекрылых и охватывает только обнаруженные в пределах этой группы мышцы. Использована система обозначений Р. Мацуды (Matsuda, 1970) с учетом исправлений и дополнений Т. Л. Кузнецовой (1981). Цифры II или III перед наименованием мышцы обозначают принадлежность соответственно к средне- или заднегруди.

**Тергальные мышцы:** *t 12* — задняя косая дорсальная мышца, лежит латеральнее *t 14*, идет от постеролатеральной области тергита к латерофрагме; *t 13* — очень маленький мускул, соединяющий внутренний край скутоскутеллярного шва с дорсальной частью фрагмы; *t 14* — самая крупная тергальная мышца, идет от переднего края скутума к фрагме (II *t 14*) или располагается между фрагмами (III *t 14*).

**Тергоплейральные мышцы** соединяют боковую часть тергита, в том числе аксиллярные склериты, с анэпистернитом и плейральным гребнем, имеют незначительные размеры, вследствие чего трудно обнаруживаются при препаровке.

*t—p 3* — соединяет передний угол эпистернита с внутренней боковой поверхностью тергита; *t—p 4* — идет от плейрального отростка к субтегуле; *t—p 7* — аналогично *t—p 4*, лежит каудальнее; *t—p 10* — идет от плейрального гребня к переднему нотальному крыловому отростку или (и) к 1-й аксиллярной пластинке; *t—p 13* — связывает анэпистернит с 3-й аксиллярной пластинкой; *t—p 14* — отходит от плейрального гребня и также прикрепляется к 3-й аксиллярной пластинке.

**Тергостернальные мышцы:** *t-s 1* — соединяет латерофрагму (место прикрепления проксимального конца *t 12*) с боковой ветвью фурки. Для средне- и заднегруди Lepidoptera отмечается впервые, обнаружен ранее в переднегруди чешуекрылых и скорпионовых мух, а также в птеротораксе ручейников (Matsuda, 1970); *t—s 12*, *t—s 13* — отходят от тергита латеральнее *t 14* и прикрепляются к базистерниту. Исходно, один мускул (*t—s 12*), который неоднократно в пределах отряда расщепляется, и каудальная мышца обозначается как *t—s 13*. Р. Мацуда (Matsuda, 1970) обозначает

эти мышцы  $t-p\ 5$  и  $t-p\ 6$ , однако для чешуекрылых более правильно считать их терго-стернальными (Кузнецова, 1981).

Терготрохантинальные и тергококсальные мышцы:  $t-ti\ 2$  — идет от антеролатеральной части скутума к трохантину, в ряде групп наблюдается переход вентрального конца мышцы на передний край коксы;  $t-cx\ 7$  — очень крупная мышца, соединяющая постеролатеральную область скутума с мероном.

Плейральные мышцы:  $p\ 3$  — отходит от передней части анэпистернита и прикрепляется к паракоксальному шву, лежит пристеночно (под ней расположено лишь основание  $t-p\ 13$ ;  $p\ 6$  ( $t-p\ 16$  по Matsuda, 1970) — связывает субалярную пластинку с задней дорсальной частью эпимерита. Ввиду крайне малых размеров при препаровке Nepticulidae и Opostegidae мог быть пропущен.

Плейростернальные мышцы:  $p-s\ 1$  — связывает плейральный гребень с фуркой или с отростками ее боковых ветвей. Может состоять из 2 мускульных лент (II  $p-s\ 1$ , Egiocraniidae), прикрепляться к фурке или к плейральному гребню посредством длинного лигамента;  $p-s\ 3$  — интерсегментальная мышца, идет от боковой ветви фурки к переднему краю эпистернита следующего сегмента;  $p-s\ 5$  — короткая мышца, соединяет боковую ветвь фурки со склеротизованным участком посткоксальной мембраны. Для чешуекрылых отмечается впервые, обнаружен у Orthopteroidea и Hemipteroidea (Matsuda, 1970).

Плейрококсальные мышцы:  $p-cx\ 3$  — идет от дорсального края эпистернита к верхнему краю коксы;  $p-cx\ 4$  — отходит от плейрального гребня выше анаплейрального расщепления, к переднему углу верхнего края коксы прикреплена посредством связки;  $p-cx\ 10$  — очень крупная мышца, соединяющая субалярную пластинку с мероном ( $t-cx\ 8$  по Matsuda, 1970).

Стернококсальные мышцы:  $s-cx\ 2$  — связывает фурку с коксальным гребнем, лежит между  $t-tr\ 1$  и  $t-cx\ 7$ ;  $s-cx\ 5$  — обычно отходит от основания фурки или от базистернальной области непосредственно впереди фурки и подходит к переднему коксальному углу между плейрококсальным сочленением и трохантинкоксальным сочленением, в ряде групп (Nepialidae, Adelidae) — к трохантину, становясь таким образом стерно-трохантинальной,  $s-cx\ 6$  — идет от заднего угла фурки к внутреннему краю коксы.

Стернальные мышцы:  $s\ 12$  — спинофуркальная мышца, расположена интерсегментально, следуя Т. Л. Кузнецовой (1981), мы обозначаем мышцу, соединяющую передне- и среднегрудь, как II  $s\ 12$ , хотя более правильно обозначать ее как I  $s\ 12$  по аналогии с II  $s\ 13$ , III  $s\ 20$ ;  $s\ 13$  — фуркофуркальная интерсегментальная мышца, соединяет боковые ветви футок соседних сегментов;  $s\ 20$  — связывает метафурку с границей I и II брюшных сегментов.

Трохантеральные мышцы:  $t-tr\ 1$  — крупная мышца, соединяющая скутум с трохантером;  $p-tr\ 2$  — идет от дорсальной части эпистернита к трохантеру;  $s-tr\ 1$  — связывает верхний край переднего выроста фурки и трохантер, наиболее медиальная мышца;  $cx-tr\ 1$  — небольшая мышца, идущая от передней части коксы к трохантеру, обозначена по Т. Л. Кузнецовой (1981);  $cx-tr\ 2$  — плоская веерообразная мышца. Занимает латеральную поверхность коксы до коксального гребня, к трохантеру причленяется посредством связки, обозначена по Т. Л. Кузнецовой (1981).

Таким образом, в птеротораксе низших чешуекрылых обнаружено 33 мышцы. В одном сегменте одновременно теоретически могут находиться 32 пары мышц, поскольку 3 стернальные мышцы не встречаются одновременно.

## Обзор мускулатуры птероторакса отдельных видов

Micropterigidae. *Micropterix aureatella shikotanica* Kozlov (in litt.) (рис. 1).

Материал. Сахалин, окр. Южно-Сахалинска, 6—8.07.1983 (Козлов).

Представитель обширного, но довольно мономорфного палеарктического рода *Micropterix* Нв. Мускулатура птероторакса развита слабо, расположена пристеночно, так что грудь изнутри представляется в достаточной степени полый. В среднегрудь обнаружено 27 пар, в заднегрудь 21 пара мышц. Набор мышц и их относительные размеры в средне-

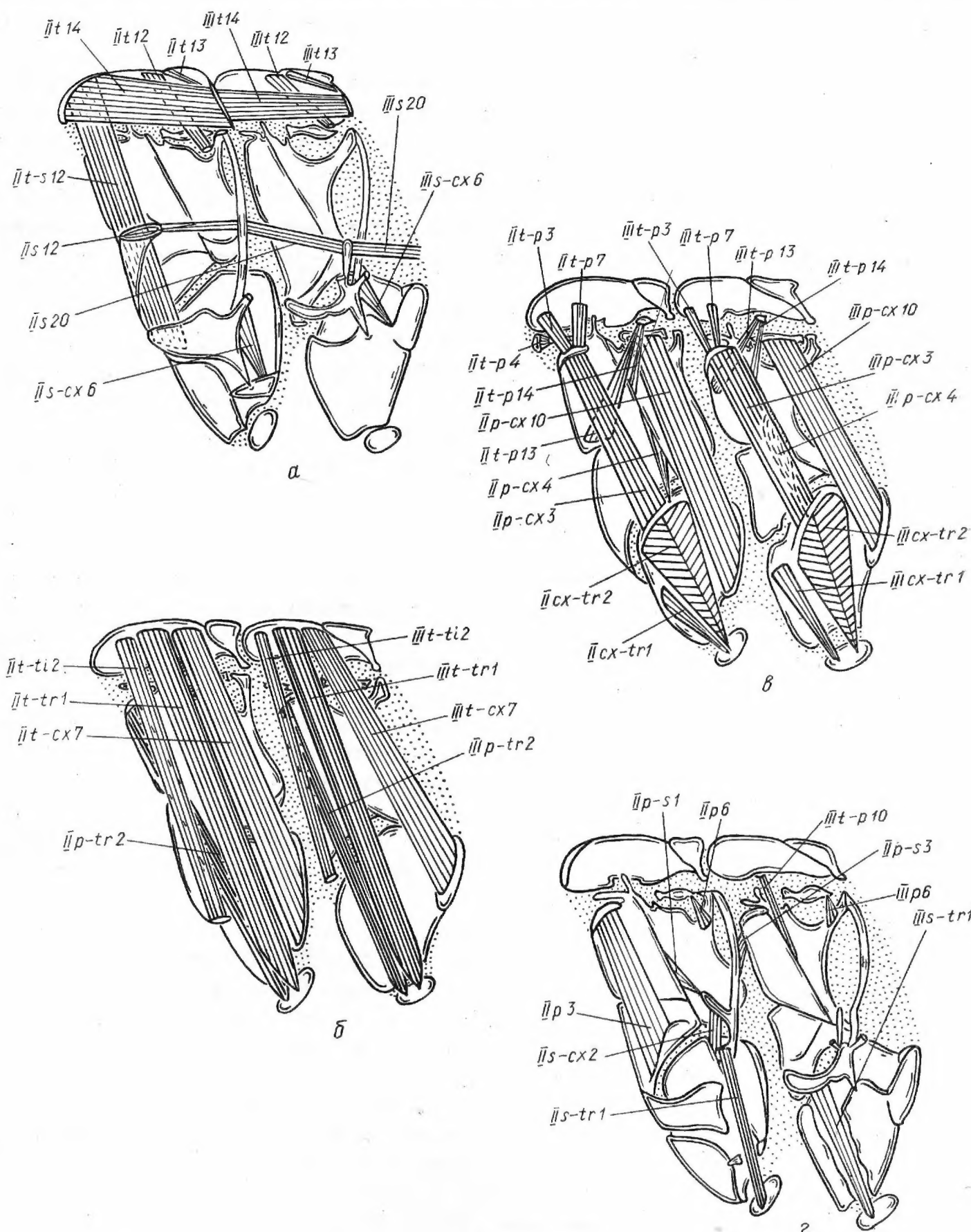


Рис. 1. Мускулатура птероторакса *Micropterix aureatella shikotanica* Kozl. (о. Са-халин).

и заднегруди примерно одинаковы. В заднегруди отсутствует мышца  $t-s$  12, и ее функции, по-видимому, выполняет  $t-ti$  2. Мышца III  $t-p$  10 прикрепляется к месту сочленения тергита с 1-й аксиллярной пластинкой. Мышцы  $t-s$  1 не обнаружены, замещены лигаментом. В среднегруди  $t-p$  13 отходит от нижнего переднего угла анэпистернита, в заднегруди от середины переднего края анэпистернита.

Eriocraniidae. *Eriocrania sangii irina* Kozlov (рис. 2)

Материал. Приморский край, Уссурийский р-н, Горнотаежное, 25.04—5.05.1983 (Козлов).

Представитель наиболее крупного голарктического рода *Eriocrania* Z., весьма близок к типовому виду *E. semipurpurella* Stph. Муску-



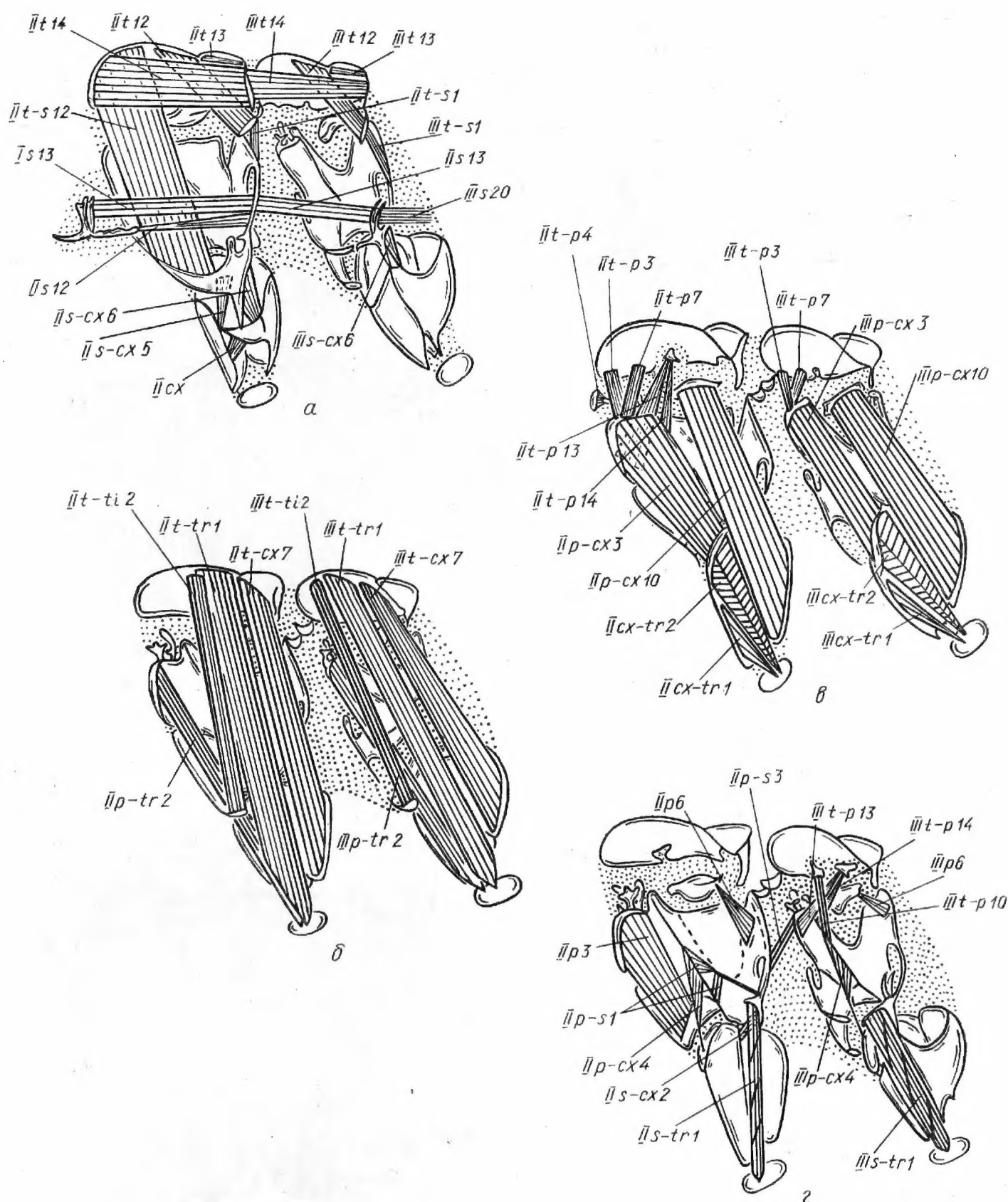


Рис. 2. Мускулатура птероторакса *Eriocrania sangii irina* Козл. (Южное Приморье).

латура развита слабо, расположена пристеночно. В образовавшемся пространстве, помимо ганглиев нервной цепочки и пищевода, у самок располагаются заходящие из брюшка передние отделы яйцевых трубочек. Набор мышц более полный, чем у *Micropterix*: 29 пар в среднегрудь (добавляются  $t-s\ 1$  и  $s-cx\ 5$ ) и 22 — в заднегрудь (добавляется  $t-s\ 1$ ).

Мышцы среднегрудь ( $t\ 14$ ,  $t-tr\ 1$ ,  $t-cx\ 7$ ,  $p-cx\ 10$ ) развиты сильнее, чем соответствующие в заднегрудь. II  $t-s\ 12$  более крупная, чем у *Micropterix*, III  $t-s\ 12$  отсутствует. В среднегрудь к боковой ветви фурки прикрепляется не только II  $s\ 12$  (правильнее I  $s\ 12$ ), но и I  $s\ 13$ . Основание мышцы II  $t-p\ 13$  сдвинуто вверх от анаплеврального расщепления. Мышца II  $p\ 6$  крупная, хорошо заметная, в месте ее прикрепления на нижнем крае субаллярной пластинки имеется шиповидный отросток. III  $t-p\ 10$  подходит к краю 1-й аксиллярной пластинки.

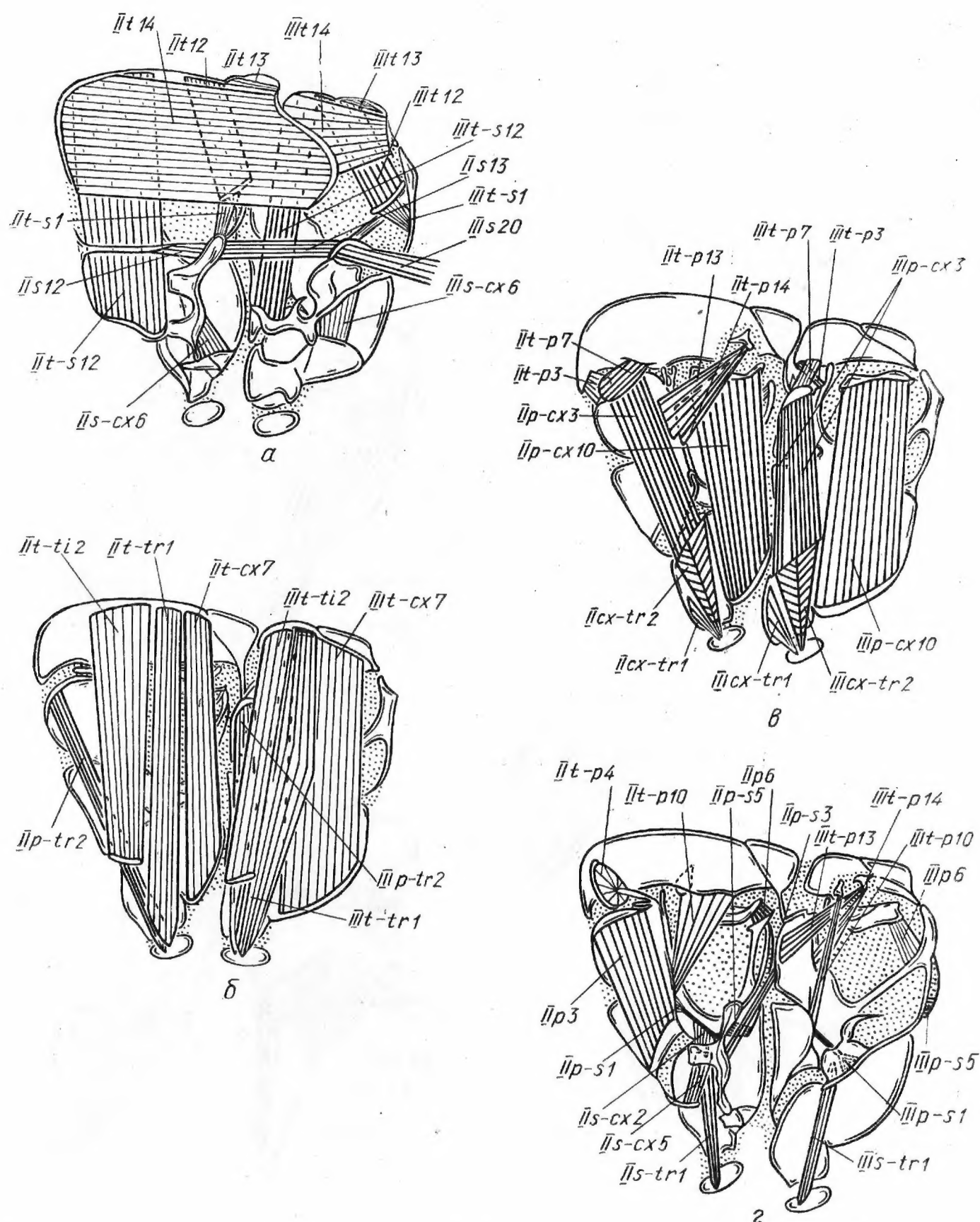


Рис. 3. Мускулатура птероторакса *Herialus humuli* L. (Ленинградская обл.).

# *Herialidae. Herialus humuli* L. (рис. 3)

М а т е р и а л. Ленинградская обл., Старый Петергоф (Стекольников).

Типовой вид рода *Herialus* F. Обладает наиболее полным среди низших чешуекрылых набором мышц: 31 пара в среднегрудь и 23 в заднегрудь. Мускулатура хорошо развита, занимает практически весь объем птероторакса. По набору и относительным размерам мышц среднегрудь значительно превышает заднегрудь. II *t* 14 очень крупная, гораздо крупнее, чем III *t* 14. В заднегрудь имеется *t—s* 12, которая, однако, значительно уступает по размерам II *t—s* 12. Мышцы *t—ti* 2, *t—tr* 1, *t—cx* 7, *p—cx* 10 очень крупные, *p—tr* 2, напротив, небольшая. Наиболее характерной особенностью среднегрудь является наличие широкой мышцы II *t—p* 10, которая прикрепляется к месту сочленения тергита с 1-й аксиллярной пластинкой и, каудальнее, к краю тергита. Это дает

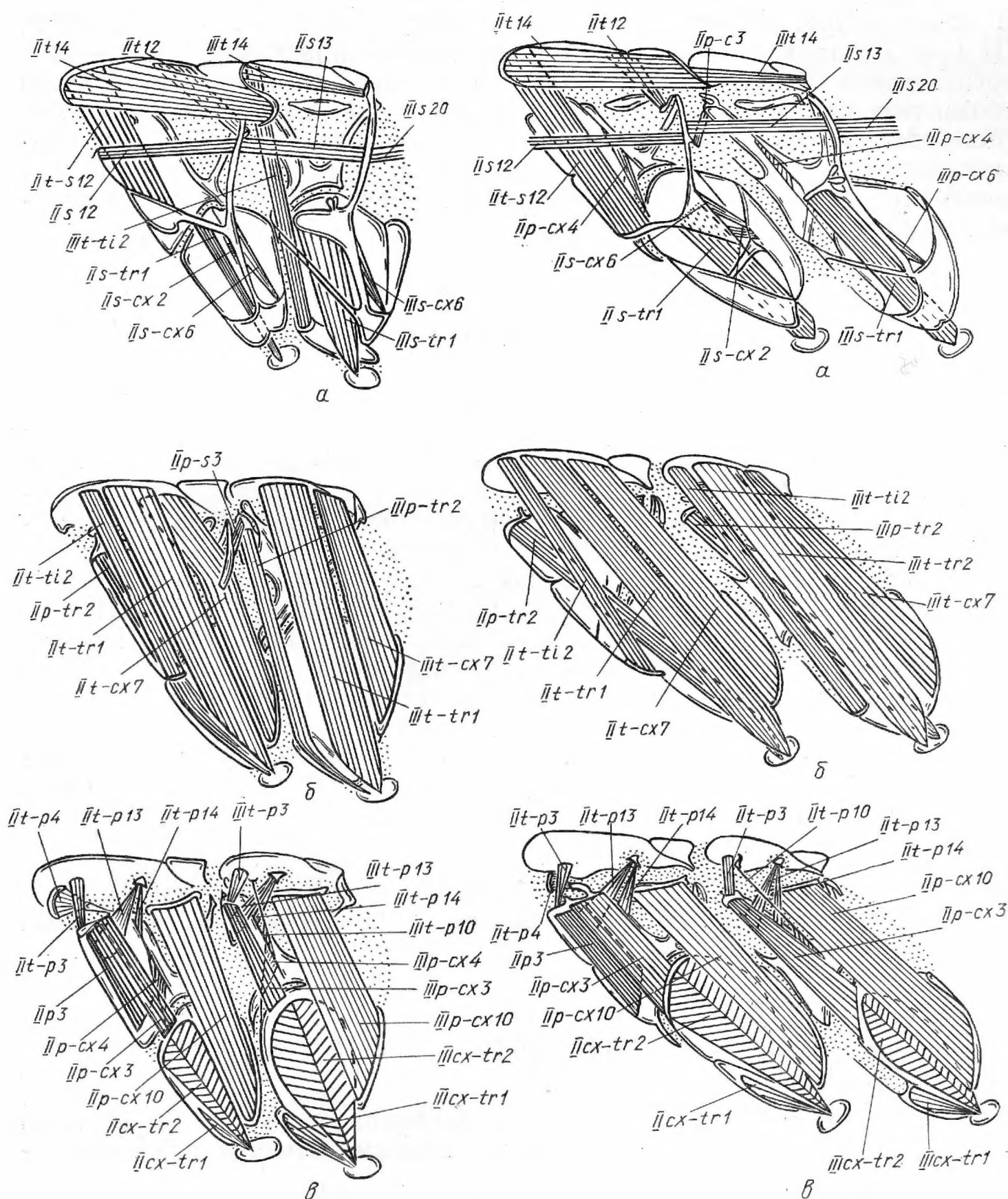


Рис. 4. Мускулатура птероторакса *Stigmella kozlovi* Р и р l. (Южное Приморье).

Рис. 5. Мускулатура птероторакса *Opotega kuznetzovi* К о з l. (Южное Приморье).

возможность предположить, что отмеченная для *Mecoptera* и *Trichoptera* (Matsuda, 1970) мышца  $t-p\ 12$ , соединяющая плеиральный гребень с краем тергита между передним и задним нотальными отростками, является производным  $t-p\ 10$ , а *Herpialus* обладает этим признаком в наиболее примитивной форме. У низших чешуекрылых  $t-p\ 12$  не отмечена. Для рассматриваемого объекта также характерно отхождение II  $s-cx\ 2$  от бокового выроста фурки, связанного с II  $p-s\ 1$ , и переход вентральной точки прикрепления мускула II  $s-cx\ 5$  с переднего угла коксы на трохантин. Мышца, условно обозначенная как II  $p-cx\ 4$ , чрезвычайно мала и отходит не от переднего края плеирального гребня, а от передней части эпимерита, сразу за плеиральным гребнем, который она пересекает. Основание мышцы II  $t-p\ 13$  лежит близ плеирального гребня.



В мускулатуре заднегруди также имеются некоторые особенности. III  $t-p$  10 прикрепляется к 1-й аксиллярной пластинке. III  $p-cx$  3 представлена 2 лентами; передняя, более узкая, может быть условно обозначена как III  $p-cx$  2. Однако в принятой системе обозначений (Matsuda, 1970) мышцы  $p-cx$  1, 2, 3 не различаются по местам прикрепления и, видимо, возникают в результате расщепления единой широкой мышцы. III  $p-s$  1 расположена на боковой ветви фурки, с плейральным гребнем соединена лигаментом.

Nepticulidae. *Stigmella kozlovi* Puplesis (рис. 4)

Материал. Приморский край, Уссурийский р-н, Горнотаежное, 15—25.05.1983 (Козлов).

Представитель типового рода семейства *Stigmella* Schrank (= *Nepticula* Heyd.). Мускулатура занимает большую часть птероторакса, однако в связи с малыми размерами бабочки (размах крыльев около 4 мм) некоторые мышцы редуцированы или имеют незначительные размеры, а другие получают преимущественное развитие и увеличены. В среднегруди обнаружено 24 пары мышц, в заднегруди 17 пар; ряд мелких мышц ( $p$  6,  $t-s$  1), возможно, пропущен при анатомировании ввиду чрезвычайно мелких размеров. Тергальные мышцы II  $t$  13, III  $t$  12 и III  $t$  13 редуцированы; III  $t$  14 очень маленькая, узкая. II и III  $t-p$  7 не обнаружены. III  $t-p$  4 изображена у *Stigmella basalella* H.-S. (Sharplin, 1963), но нами не обнаружена. Отметим, что ряд мелких мышц очень легко спутать со связками, и наоборот. В среднегруди хорошо развиты мышцы  $t$  14,  $t-s$  12,  $t-tr$  1,  $t-cx$  7,  $p-cx$  10,  $cx-tr$  2; в заднегруди  $t-tr$  1,  $t-cx$  7,  $p-cx$  10,  $cx-tr$  2,  $s-tr$  1. III  $t-ti$  2 вентрально прикрепляется к переднему верхнему краю коксы.

*Ectoedemia picturata* Puplesis (in litt.)

Материал. Приморский край, Уссурийский р-н, Горнотаежное, на листьях *Rosa*, 21—25.07.1983 (Козлов).

*Bohemannia ussuriella* Puplesis.

Материал. Приморский край, Уссурийский р-н, Горнотаежное, на свет, 26.07.1983 (Пуплесис).

Исследование птероторакса этих видов показало, что они отличаются от *S. kozlovi* Puplesis лишь незначительными отклонениями относительных размеров мышц.

Opostegidae. *Opostega* (s. str.) *kuznetzovi* Kozlov (in litt.) (рис. 5)

Материал. Приморский край, Уссурийский р-н, Горнотаежное, на свет, 21—25.07.1983 (Козлов).

Набор мышц практически идентичен таковому *Stigmella kozlovi* Puplesis, отсутствует лишь II  $p-s$  1; II  $s-tr$  1 крупнее, чем у *S. kozlovi* Puplesis. III  $t-ti$  2 также прикрепляется к переднему краю коксы.

Tischeriidae. *Tischeria decidua siorkionla* Kozlov (in litt.) (рис. 6)

Материал. Приморский край, Уссурийский р-н, Горнотаежное, на свет, 27—30.07.1983 (Козлов).

Относится к группе связанных с буковыми (Fagaceae) видов единственного в семействе рода *Tischeria* Z. Набор мышц отличается от такового Nepticulidae и Opostegidae. В среднегруди обнаружено 26 пар мышц, в заднегруди — 17. II  $t-ti$  2 крепится к переднему краю коксы;

имеются II  $p-s$  1, II  $p-s$  5, II  $s-cx$  5, II  $p$  6. В заднегруди тергальные мышцы редуцированы полностью, III  $t-ti$  2 заканчивается на трохантине, найдены III  $s-cx$  5, III  $p$  6. Отсутствует (или не обнаружена) III  $t-p$  10.

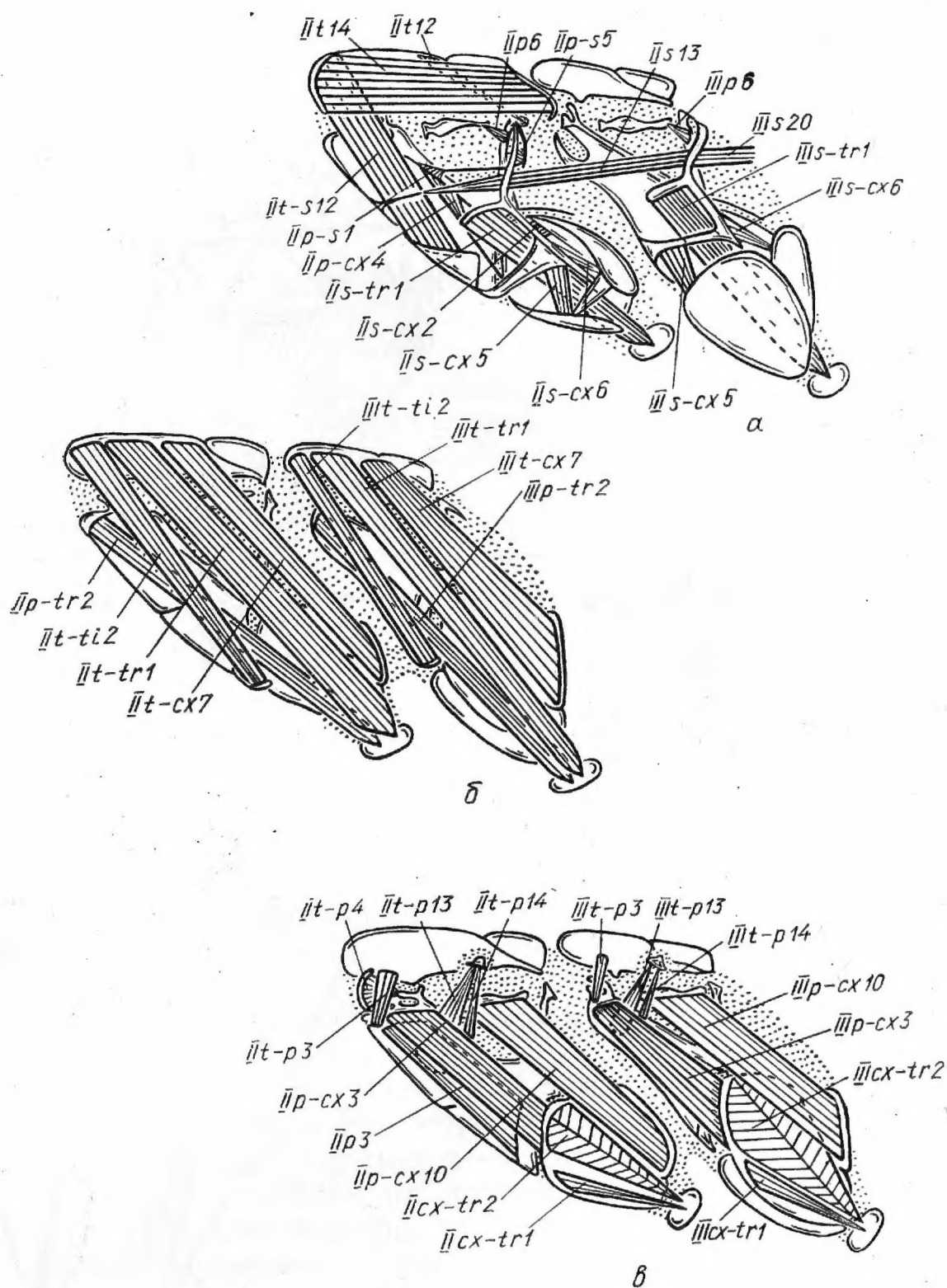


Рис. 6. Мускулатура птероторакса *Tischeria decidua siorkionla* Kozl. (Южное Приморье).

#### Adelidae. *Nematopogon dorsiguttella* Ersch. (рис. 7)

Материал. Приморский край, Уссурийский р-н, Горнотаежное, 12—20.05.1983 (Козлов).

Определение вида произведено по описаниям и цветной фотографии (Moriuti, 1982). Близок к *N. schwarziellus* Z.— типовому виду рода *Nematopogon* Z. По набору мышц сходен с Eriocraniidae. В среднегруди обнаружено 29, в заднегруди 22 пары мышц. II  $t$  13 и III  $t$  13 отсутствуют, III  $t$  14 гораздо меньше крупной II  $t$  14. В среднегруди помимо  $t-s$  12 имеется  $t-s$  13, в заднегруди только  $t-s$  12. Основание II  $t-p$  14 находится на дорсальной части плеурального гребня, сразу под плеуральным отростком, и II  $t-p$  14 лежит выше, чем II  $t-p$  13. В заднегруди  $t-p$  13 и  $t-p$  14 расположены аналогичным образом, очень



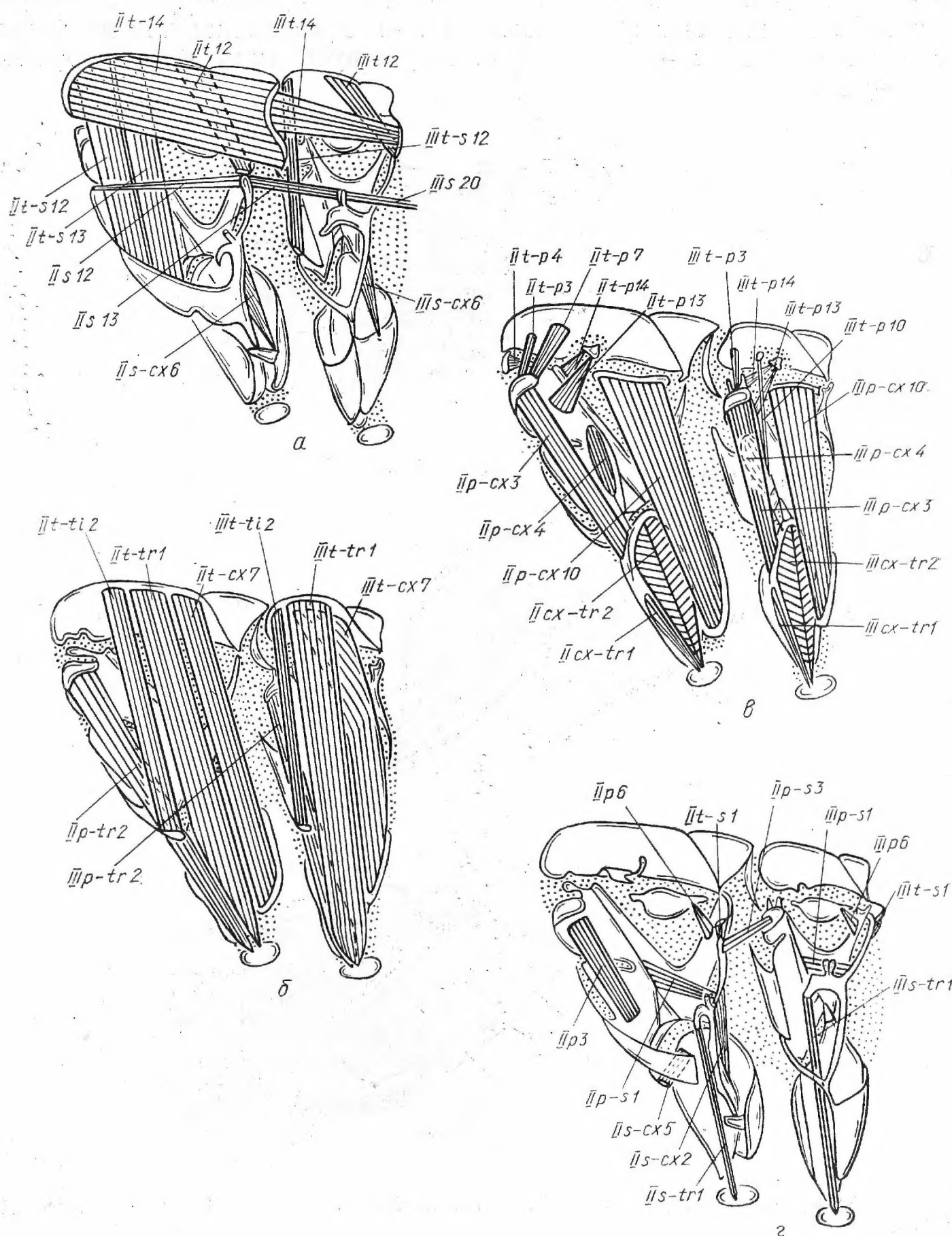


Рис. 7. Мускулатура птероторакса *Nemophora dorsiguttella* Ersch. (Южное Приморье).

тонкие. III *t—p 10* подходит к месту сочленения 1-й аксиллярной пластинки с тергитом. Мышцы II *s—tr 1* и III *s—tr 1* очень узкие, II *p—s 1* и III *p—s 1* хорошо развиты.

#### *Adela amurensis* Alph.

Материал. Приморский край, Уссурийский р-н, Горнотаежное, 7—20.07.1983 (Козлов).

Набор и относительные размеры мышц идентичны таковым *Nemotopogon dorsiguttella* Ersch.

Прежде чем переходить к рассмотрению фактов наличия или отсутствия отдельных мышц у исследованных видов, необходимо еще раз отметить, что ряд мелких мышц при анатомировании небольших объектов мог быть пропущен. В связи с этим нецелесообразно анализировать, например, отсутствие III  $t-p$  10 у Tischeriidae,  $p$  6 — у Nepticulidae и Opostegidae.

Для оценки пригодности признаков анатомии и морфологии птероторакса для филогенетического анализа необходимо прежде всего выяснить, для групп какого таксономического ранга характерны эти признаки. Т. Л. Кузнецова (1981) предположила, что набор и относительные размеры мышц стабильны в пределах семейства. При исследовании 3 видов Nepticulidae и 2 видов Adelidae (s.l.) не обнаружено различий между видами одного семейства. Это позволяет считать анализируемые признаки характерными для семейства и ограничиваться рассмотрением лишь одного вида из каждого семейства. Однако в ряде групп, например Psychidae, обнаружены видоспецифичные мышцы (Dierl, 1964), хотя общий план строения птероторакса не меняется. При исследовании других групп чешуекрылых необходимо вновь проверять пригодность этих признаков.

В настоящее время имеется слишком мало данных по анатомии птероторакса Rapoiproidea, чтобы судить о первичном или производном характере многих признаков. Однако на основании анализа литературных данных по мускулатуре птероторакса скорпионовых мух и ручейников, проведенного Р. Мацудой (Matsuda, 1970), можно предположить, что исходным для Rapoiproidea является наличие в средне- и заднегруди сходного набора пристеночно расположенных мышц в количестве около 30—40 пар на сегмент. Одним из путей прогрессивной специализации является утрата ряда мускулов при одновременном усилении оставшихся мышц. Так, синапоморфией семейств Nepticulidae, Opostegidae и Tischeriidae можно считать утрату III  $t$  12, синапоморфией (предположительно) Lepidoptera — отсутствие  $t-p$  8 и  $t-p$  12. Другой путь — образование новых мышц, связанное со специализацией и усилением функциональной нагрузки на определенные группы мускулов. По-видимому,  $t-s$  13, являющаяся производным  $t-s$  12, неоднократно возникала в пределах отряда.

В принятой системе обозначений мышц по местам их прикрепления предполагается стабильность морфологических связей концов мускула, хотя для ряда мышц, например  $t-ti$  (сх) (Matsuda, 1970), допускается переход с одного склерита на другой. Подобные переходы при отсутствии сравнительного материала могут явиться причиной ошибочной гомологизации мускулов. В исследуемых группах такие переходы наблюдаются, в частности, у Nepialidae (мышца II  $s-cx$  5 может быть обозначена как  $s-ti$ ) и у семейств Nepticulidae, Opostegidae, Tischeriidae (III  $t-ti$  2 становится терго-коккальной).

Сопоставление набора мышц у изученных видов (таблица) показало, что различий в анатомии птероторакса равнокрылых (Homoneura) и разнокрылых (Heteroneura) бабочек нет. В связи с этим мы не можем согласиться с укоренившейся тенденцией принимать границу между равнокрылыми и разнокрылыми группами в качестве основного подразделения отряда (Tillyard, 1918; Емельянов, Фалькович, 1983). Нет различий также между подотрядами Laciniata и Haustellata, принимаемыми некоторыми исследователями (Кузнецов, Стекольников, 1978).

В настоящее время затруднительно дать функциональную оценку всех исследованных мышц птероторакса. Укажем, что тергальные мышцы, особенно  $t$  12 и  $t$  14, являются опускающими крыла;  $t-s$  12, 13 вместе с  $t-ti$ ,  $t-tr$ ,  $t-cx$  поднимают крыло. Мышцы, прикрепляющиеся к верхнему краю анэпистернита ( $p$  3,  $p-cx$  3, возможно, также и  $p-tr$  2,  $t-p$  3,  $t-p$  7) и к субаларной пластинке ( $p-cx$  10,  $p$  6), вероятно, обеспечивают пронацию и супинацию крыловой пластинки и, наряду с мыш-

## Мускулатура птероторакса низших чешуекрылых

Мышцы	<i>Micropterix aureatella</i>		<i>Eriocrania sangii</i>		<i>Hepialus humuli</i>		<i>Stigmella kozlovi</i>		<i>Opostega kuznetzovi</i>		<i>Tischeria decidua</i>		<i>Nemophora dorsiguttella</i>	
	II	III	II	III	II	III	II	III	II	III	II	III	II	III
<i>t</i> 12	+	+	+	+	+	+	+		+		+	+	—	+
<i>t</i> 13	+	+	+	+	+	+	+		+		+	+		
<i>t</i> 14	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+
<i>t—p</i> 3	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>t—p</i> 4	+		+		+		+		+		+		+	
<i>t—p</i> 7	+	+	+	+	+	+							+	
<i>t—p</i> 10		+		+	+	+		+		+				+
<i>t—p</i> 13	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>t—p</i> 14	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>t—s</i> 1			+	+	+	+							+	+
<i>t—s</i> 12	+		+		+	+	+		+		+		+	+
<i>t—s</i> 13													+	
<i>t—ti</i> 2	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>t—cx</i> 7	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>p</i> 3	+		+		+		+		+		+		+	
<i>p</i> 6	+	+	+	+	+	+			+		+	+	+	+
<i>p—s</i> 1	+		+		+	+	+				+		+	+
<i>p—s</i> 3	+		+		+	+	+		+				+	
<i>p—s</i> 5					+	+					+			
<i>p—cx</i> 3	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>p—cx</i> 4	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>p—cx</i> 10	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>s</i> 12	+		+		+		+		+		+		+	
<i>s</i> 13	+		+		+		+		+		+		+	
<i>s</i> 20		+		+		+		+		+		+		+
<i>s—cx</i> 2	+		+		+		+		+		+		+	
<i>s—cx</i> 5			+		+						+	+	+	
<i>s—cx</i> 6	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>t—tr</i> 1	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>p—tr</i> 2	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>s—tr</i> 1	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>cx—tr</i> 1	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>cx—tr</i> 2	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+

цами 3-й аксиллярной пластинки (*t—p* 13, 14), принимают участие в складывании крыла. Мышцы *p—s* 1, *p—s* 3, *s* 12, 13, 20 и некоторые другие, видимо, обеспечивают механическую прочность торакального скелета, поддерживая взаимное расположение его частей в цикле взмаха. Мышцы *t—cx* 2, 5, 6, *s—tr* 1, *cx—tr* 1, 2 обеспечивают движение коксы и трохантера (Шванвич, 1949).

Отметим, что наблюдающееся во многих семействах усиление среднегруди и ослабление функциональной нагрузки на мускулатуру заднегруди объясняет большую изменчивость признаков анатомии заднегруди по сравнению со среднегрудью.

**Выводы.** 1. Набор и относительные размеры мышц у низших чешуекрылых стабильны в пределах семейства.

2. Принципиальных различий в строении птероторакса *Homoneura* и *Heteroneura*, *Laciniata* (= *Zeugloptera*: *Micropterigidae*) и *Haustellata* (прочие чешуекрылые) нет.

3. *Hepialidae* обладают наиболее полным набором мышц птероторакса. Ряд признаков находится в примитивном, предположительно исходном для *Raporoidea* состоянии (наличие II *t—p* 10). Вместе с тем значительно более сильное развитие летательной мускулатуры средне-



груди по сравнению с заднегрудью (II  $t$  14 гораздо больше III  $t$  14), особенности морфологии экзоскелета, в частности, строение задних тазиков, и ряд других признаков указывают на глубокую специализацию этой группы.

4. Наиболее близкими к исходному для отряда состоянию являются Micropterigidae и Eriocraniidae, для которых характерно сходство мускулатуры средне- и заднегруди как по основному набору мышц, так и по их относительным размерам.

5. Micropterigidae и Eriocraniidae практически не отличаются по набору, относительным размерам мышц и морфологии экзоскелета.

6. Nepticulidae, Opostegidae и Tischeriidae образуют естественную группу, характеризующуюся однотипными изменениями экзоскелета (сильный каудальный сдвиг и уплощение тазиков, уменьшение метанотума) и мускулатуры (редукция тергальных мышц, переход III  $t$ — $ti$  2 с трохантина на коксу). При этом семейство Tischeriidae несколько обособлено (исчезновение III  $t$  14, ряд дополнительных мышц), Nepticulidae и Opostegidae весьма близки друг к другу.

7. Adelidae обнаруживают сходство как с Eriocraniidae, так и с высшими чешуекрылыми. Отмечены черты специализации (очень сильное развитие II  $t$  14, наличие II  $t$ — $s$  13) наряду с примитивными признаками (наличие III  $t$ — $p$  10).

**Pterothoracal Muscles of the Primitive Moths (Lepidoptera, Micropterigidae — Tischeriidae).** Kozlov M. V.—Vestn. zool., 1986, No. 1.—The muscles of the pterothorax in 10 species of 7 families are described and illustrated. The functional morphology of the thorax in Laciniata and Haustellata, Homoneura and Heteroneura is found to be almost similar. Phylogenetic relationships of the primitive moth families are discussed.

Емельянов А. Ф., Фалькович М. И. О книге «Историческое развитие класса насекомых» // Энтомол. обозрение.— 1983.— 62.— С. 205—222.

Кузнецов В. И., Стекольников А. А. Система и эволюция инфраотрядов чешуекрылых (Lepidoptera: Micropterigomorpha — Papilionomorpha) с учетом функциональной морфологии гениталий // Там же.— 1978.— 57.— С. 870—890.

Кузнецов В. И., Стекольников А. А. Система и филогенетические связи огневкообразных чешуекрылых (Lepidoptera, Pteraloidea) палеарктической фауны с учетом функциональной морфологии гениталий самцов // Тр. Зоол. ин-та АН СССР.— 1979.— 82.— С. 43—74.

Кузнецова Т. Л. Филогенетические связи семейств огневкообразных чешуекрылых (Lepidoptera, Pteraloidea) палеарктической фауны, основанные на особенностях строения скелета и мускулатуры груди // Там же.— 1981.— 103.— С. 44—61.

Шванвич Б. Н. Курс общей энтомологии.— М.; Л.: Сов. наука, 1949.— 900 с.

Davis D. R. The North American moths of the genera Phaeoses, Opogona, and Oinophila, with a discussion of their supergeneric affinities (Lepidoptera: Tineidae) // Smithsonian Contr. Zool.— 1978a.— N 282.— P. 1—39.

Davis D. R. A revision of the North American moths of the superfamily Eriocranioidea with the proposal of a new family, Acanthopteroctetidae (Lepidoptera) // Ibid.— 1978b.— N 251.— P. 1—131.

Dierl W. Cytologie, Morphologie und Anatomie der Sackspinner Fumea casta (Pallas) und crassiorella (Bruand) sowie Bruandia comitella (Bruand) (Lepidoptera: Psychidae) mit Kreuzungsversuchen zur Klärung der Artspezifität // Zool. Jb. Systematik.— 1964.— 91.— S. 201—270.

Eaton J. L. Morphology of the head and thorax of the adult tobacco hornworm, Manduca sexta (Lepidoptera: Sphingidae). I. Skeleton and muscles // Ann. entomol. Soc. Amer.— 1971.— 64.— P. 438—445.

Matsuda R. Morphology and evolution of the insect thorax // Mem. Can. Entomol. Soc.— 1970.— 76.— P. 1—354.

Moriuti S. Incurvariidae // Inoue H., Sugi S., Kuroko H., et al. Moths of Japan.— Tokyo, 1982.— Vol. 2.— P. 1—392.

Sharplin J. Wing base structure in Lepidoptera. II. Hind wing base.— Can. Entomol.— 1963.— 95.— P. 1121—1145.

Tillyard R. J. The Panorpid complex. Pt 1. The wing-coupling apparatus with special reference to the Lepidoptera // Proc. Linn. Soc. N.S.W.— 1918.— 43, N 2.— P. 286—319.